植 物 分 类 学 报 41 (4): 350 - 361 (2003)
Acta Phytotaxonomica Sinica

藻苔纲 Takakiopsida,一个独特的苔藓植物类群

[1]贾 渝 [1]吴鹏程 [1]汪楣芝 [2]何 思
[1](中国科学院植物研究所 北京 100093)
[2](美国密苏里植物园 圣路易斯市,密苏里州 63166-0299,美国)

Takakiopsida, a unique taxon of bryophytes

[1]JIA Yu [1]WU Peng-Cheng [1]WANG Mei-Zhi [2]HE Si
[1](*Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, China)
[2](*Missouri Botanical Garden*, St. Louis, MO 63166-0299, USA)

Abstract The genus *Takakia* was established by Hattori and Inoue in 1958 when the gametophyte of *T. lepidozioides* was found in Japan. In 1963, a species described by Mitten in the hepaticae genus *Lepidozia*, *L. ceratophylla*, was transferred to this genus by Grolle. Since its establishment, this enigmatic genus of two species has been the subject of intense scrutiny and phylogenetic debate, and many papers dealing with its taxonomy, morphology and phytogeography have been published. In this paper we discuss the morphological characters of this genus in detail and analyze much information from spore morphology, cytology, phytochemistry, molecular systematics, phytogeography and paleobotany in order to have a better understanding on its systematic position. Gross-morphologically the sporophytes of *Takakia* are similar to those of some moss groups such as *Andreaea* and *Andreaeobryum*, but the gametophytes are very similar to those of some liverworts, e.g. *Haplomitrium* and *Blepharostoma*. Evidence from sporophyte development and antheridial ontogeny indicates that *Takakia* is neither a moss nor a liverwort. Cytological data indicate its two species is not of very close relationship. Phytochemical data, although very limited, suggest a closer affinity of *Takakia* to hepaticae than to mosses. There is no exact counterparts in gross sporophyte morphology with *Takakia* among extant archegoniates, although striking parallels are evident in ancient fossil land plants. The shape and spiralled external architecture of the stem and sporangium of *Tortilicaulis*, a lower Devonian plant, are remarkably similar to that of *Takakia*. *Takakia* as a primitive genus is undoubtedly a unique type, which is systematically isolated in the bryophytes, and has both characters of mosses and liverworts. From these facts we consider that *Takakia* might have contained more than two species in history, but only two of them have survived. In the long historical geological period, two diverse types, one including liverworts and the other including mosses, might be derived from *Takakia*, and the intermediate ones between the two types might have disappeared. Those genera which are similar to *Takakia* in sporophyte morphology, such as *Andreaea* and *Andreaeobryum*, or in gametophyte morphology, such as *Haplomitrium* and *Blepharostoma*, are commonly mono- or stenotypic, each including few or only one species, and are exceptionally isolated phylogenetically and thus are relict elements. All of them, including *Takakia*, therefore, may represent the remnants of the earliest bryophytes. The results of molecular systematics have shown that liverworts, hornworts and mosses are derived from a same ancient bryophyte in different periods of time, of

---

2002-08-06 收稿, 2003-06-08 收修改稿。
基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX2-1-06B); 国家自然科学基金重大项目(39899400); 2001 年中国科学院生物学与生物技术研究特别支持费资助(Supported by a Knowledge Innovation Project of the Chinese Academy of Sciences (KSCX2-1-06B), the National Natural Science Foundation of China (No. 39899400) and a special grant for 2001 Biological Research (2001) from the Chinese Academy of Sciences)。

which the liverworts and hornworts diverged earlier, while mosses diverged later. All available evidence suggests that *Takakia* is a "basal" group in bryophytes. Considering its isolated systematic position we agree with Schuster to treat it as an independent class, Takakiopsida.
Key words Takakiopsida, systematics, bryophytes.
摘要 藻苔属 *Takakia* 在建立之初被认为是原始的苔类植物。这一神秘类群的出现引起了苔藓学家的兴趣，发表了一系列相关的论文。但是随着其孢子体的发现，它的系统位置引起了争论。本文详细分析了藻苔属植物的形态性状特征，参考了大量其他学科的研究成果，认为它既不能归于藓类，也不能归于苔类。就其系统位置而言，应该成为一独立的纲——藻苔纲。
关键词 藻苔纲；系统学；苔藓植物

20世纪苔藓植物学曾有过不少重大发现，藻苔属 *Takakia* Hatt. & Inoue 的发现是其中之一。它在苔藓植物中的系统位置迄今尚无定论。我们深入地研究了有关该分类群大量的相关材料，就它的系统位置做了探讨。

藻苔属植物最初只是作为藻类植物而长期搁置于纽约植物园标本馆。后来又被认为是苔类的指叶苔属 *Lepidozia* (Dum.) Dum.植物。最后由 Grolle(1963)将其命名为藻苔属的第 2 个种。

关于藻苔植物的发现及命名的历史已有较多介绍(Hattori & Inoue, 1958; Hattori & Mizutani, 1958; 贾渝等, 2001)，在此不再赘述。目前，该属全世界有 2 种：藻苔 *Takakia lepidozioides* Hatt. & Inoue 和角叶藻苔 *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle。20 世纪 80 年代后，在中国云南西北部地区和西藏东南部分别采集到该属的 2 个种，中国是全世界惟一分布有 2 种的地区(吴鹏程等，1983；汪楣芝，1993；Higuchi & Zhang, 1998)。

1 藻苔属的形态特性及分析

自藻苔类植物被发现以来，对于它的系统位置一直存在争论。对于其系统位置的确定，形态特征仍是最基本的依据(图 1)。

1.1 配子体特征

1.1.1 茎 藻苔类植物的茎分为地上茎(aerial stem)和根状茎(rhizomatous stem)两部分。地上茎部分的横切面直径宽 15 - 20 个细胞，其中包含 2 - 3 层细胞的表皮层。在每个皮层细胞中含有数量不等的油体及 1 - 5 个球状的叶绿体。茎的内层细胞壁薄而大，含有油体，但缺乏叶绿体。中轴部分的细胞小而几乎透明。根状茎的表皮层仅有 1 层细胞，无叶绿体但有油体存在。其直径大小多变化，但通常较地上茎部分小，而且中轴部分也趋于简化。

1.1.2 顶端细胞 藻苔属植物的具叶枝条是通过顶端细胞四裂而成。除此之外，成熟茎的表皮细胞也具有分化成顶端细胞的潜在能力。这些后分化形成的顶端细胞产生根状茎和向下生长的轴，在靠近枝顶产生侧枝。这些枝条可以长期休眠，并且相互交织在一起。同时，也可以从枝条的无叶部分产生新的枝条。这种产生枝条的方式在苔类植物中仅出现在裸蒴苔属 *Haplomitrium* Nee.。

1.1.3 分枝方式 在藻苔属中有 4 种分枝类型：(1) 无叶的斜生枝(plagiotropic)：在原有的老枝上可重复分枝，并且是在任何位置上与老枝成一适当角度且粗细均匀。这些分

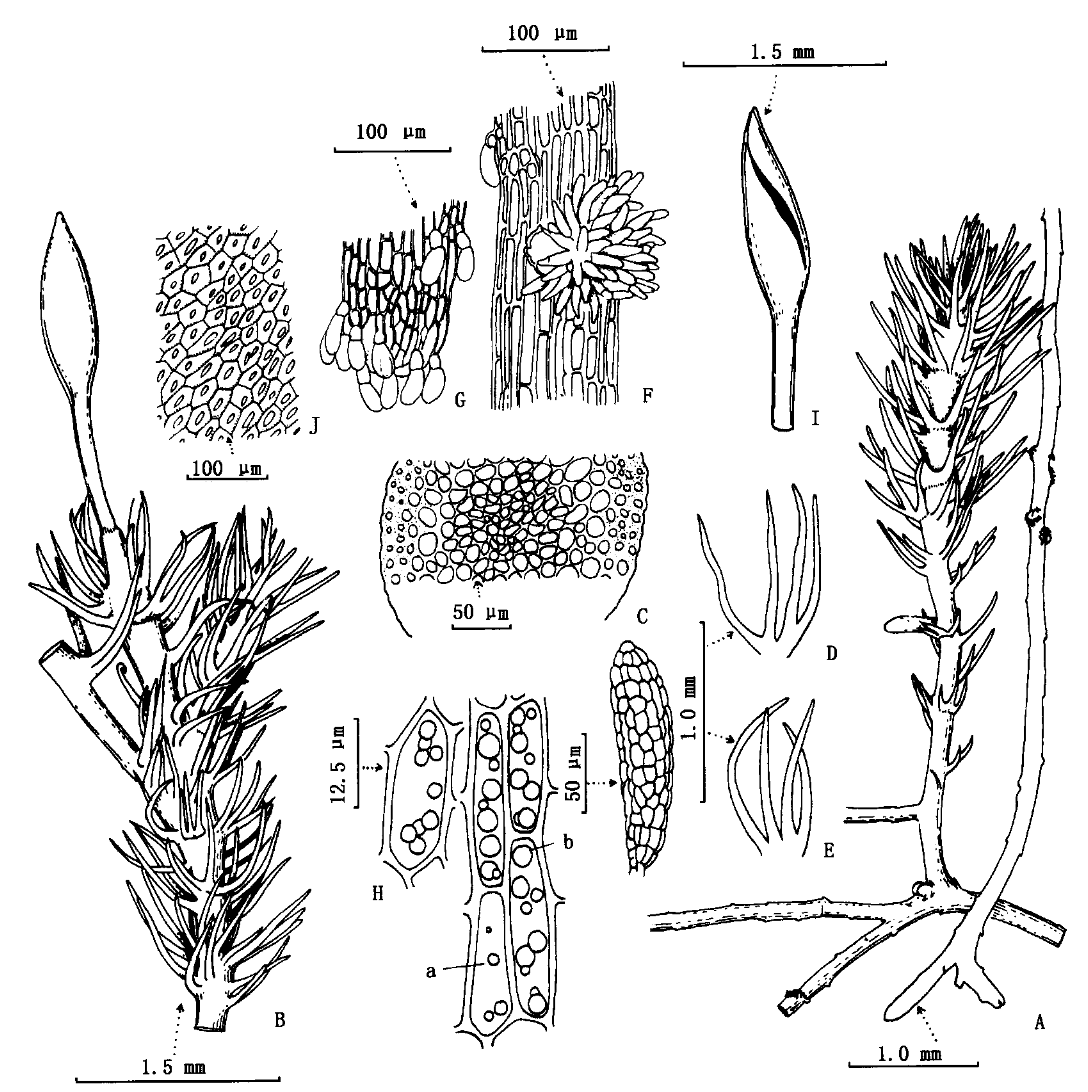


图1 藻苔属 *Takakia* 植物的形态 A, 植物体及茎; B, 具孢蒴的植物体; C, 茎的横切面; D, E, 叶片; F, 生于茎上的开口的黏液毛; G, 生于茎上的黏液毛; H, 叶细胞 (a, 油体; b, 叶绿体); I, 开裂的孢蒴; J, 精子器。(引自 Schuster, 1997)

Fig. 1. Morphological characters of *Takakia*. A, plant and stems; B, plant with sporophyte; C, cross section of stem; D, E, leaves; F, cluster of opened beaked mucilage papillae; G, mucilage papillae; H, leaf cells with oil bodies (a) and chloroplasts (b); I, dehiscent capsule; J, antheridia. (From Schuster, 1997)

枝的原始生长点处伴随有开口的黏液毛。有时在其上形成退化的叶片,这种现象在苔类植物中的 *Phycolepidozia* Schuster 中也有出现。(2) 具叶的枝:上述斜生枝条生长到一定程度会弯曲并迅速转成直立生长,开始时无叶,其后生小叶片,最后发育正常的叶片。在其下部会继续产生斜生枝。(3) 分叉的斜生枝:这类枝条不经常出现。(4) 分叉的生叶枝:这类枝条在藻苔中不经常出现,但在角叶藻苔中较为普遍,有 15% – 20%的枝条属于这一类型。(3)和(4)的两类枝条都不存在黏液毛。

1.1.4 叶片 藻苔属植物的叶片在茎上呈 3 列排列。成熟的叶片大多为 4 裂而基部联合,偶尔出现 3 裂或 5 裂。在藻苔属中退化的叶片可以从根状茎或侧枝上产生,一般 5 – 8

个细胞组成不分裂的叶片，偶尔演变成单一棒状黏液毛。角叶藻苔在茎下部的叶片不分裂或二裂至基部，这在 *Haplomitrium ovalifolium* 成熟的枝条上也有类似的情况（Schuster, 1971）。

1.1.5 黏液毛(mucilage papilla) 在藻苔属中，有2种类型的黏液毛：一种呈丝状，仅生于具叶片的枝上，单一或成对生在一起；另一种则呈钩形，生于根状茎和具叶片枝上，成束聚集在一起（Proskauer, 1962）。开口的黏液毛(beaked opened mucilage papillae) 30－100个聚集在一起。这些黏毛由一个小的、等径的基部细胞发育而成。成熟后经开口处分泌大量的黏液。这些分泌物质与真菌联系在一起，不开口的黏液毛则无此现象。

开口的黏液毛生于枝条下部或最下端，而且一般在分枝处，但有时也出现于枯枝上。这种特征类似于藓类植物中的假鳞毛(Schuster, 1997)。这种开口的黏液毛仅存在于藻苔属和黑真藓属 *Andreaeobryum* Steere & Murray 中，但就其着生位置的多样性和形式而言，黑真藓属远远多于藻苔属，而且着生位置也有差别。两属开口的黏液毛是否来源一致，尚需进一步研究证实。Schuster (1997)认为两个类群中的黏液毛可能是各自演化而成。藻苔属的枝条在发育成熟之后，这些黏液毛仍宿存，而其他苔类植物是不宿存的。

1.1.6 油体(oil-body) 最初，藻苔属植物是否具有真正的油体尚有争议，但经深入观察，证实该属的确存在油体。藻苔属的油体在表皮的叶细胞中仅有3－4个，在裂片较低的部位有6－10个。油体的体积小于叶绿体，直径2－2.4 μm。在苔类植物中油体的形式是多样的。有些属的油体极小，直径小于1 μm，在光学显微镜下无法观察到。根据目前在光学显微镜下对油体的观察以及系统学的分析，在苔类植物中存在着各式结构的油体。苔类植物油体的组成成分——半萜烯也在藻苔属中发现(Asakawa et al., 1979)。尽管有报道在藓类植物中也有油体的结构(Frahm, 1994)，但油体仍然是苔类植物的重要特征之一。

1.1.7 精子器 藻苔属的精子器一般着生于叶腋处，在美苔目和叶苔目中也是如此。形状为棒状或椭圆形，长300－325 μm，直径90－93 μm，距顶端1/3处最宽。橘红色的精子器极相似于裸蒴苔属的精子器。这类长柱形精子器和甚短的柄在藓类植物中也不少，而且顶端具一个发育不完全的“帽”。

1.1.8 颈卵器 单生，每一枝条具3－4个，通常着生于叶片密集的枝端，形大，淡绿色，腹部粗，基部有柄，颈细胞6排。在发育阶段，颈卵器类似于叶片的1个裂片。

1.2 孢子体特征

1.2.1 孢蒴 孢蒴顶生，多单生，稀2个，无类似雌苞叶的保护性构造，直立，高1.5－2.5 mm。蒴柄长0.5－1.25 mm，直立而粗，随发育而扭曲。配丝长达0.2 mm，蒴帽长0.2－0.3 mm；孢蒴长0.6－1.0 mm，直立，椭圆形，未成熟时呈绿色，基部和顶部对称，成熟时近360°扭曲；蒴轴存在，无气孔和蒴盖；成熟时从中部开裂，然后向上和向下扩展。

1.2.2 孢子 对藻苔的孢子进行了电镜观察。实验材料来自云南德钦县梅里雪山，海拔3750 m，凭证标本 M. Higuchi 25513，存放于 TNS, HKAS, PE。将风干后的成熟孢子分散于双面胶纸表面，粘贴于金属样品台上，放入日立 IBM-3 型离子溅射仪喷金镀膜，用日立 S-570 型扫描电镜观察。其孢子圆形，外壁被疣状颗粒所覆盖，具放射状的三裂缝，直径26－36 μm（图2）。

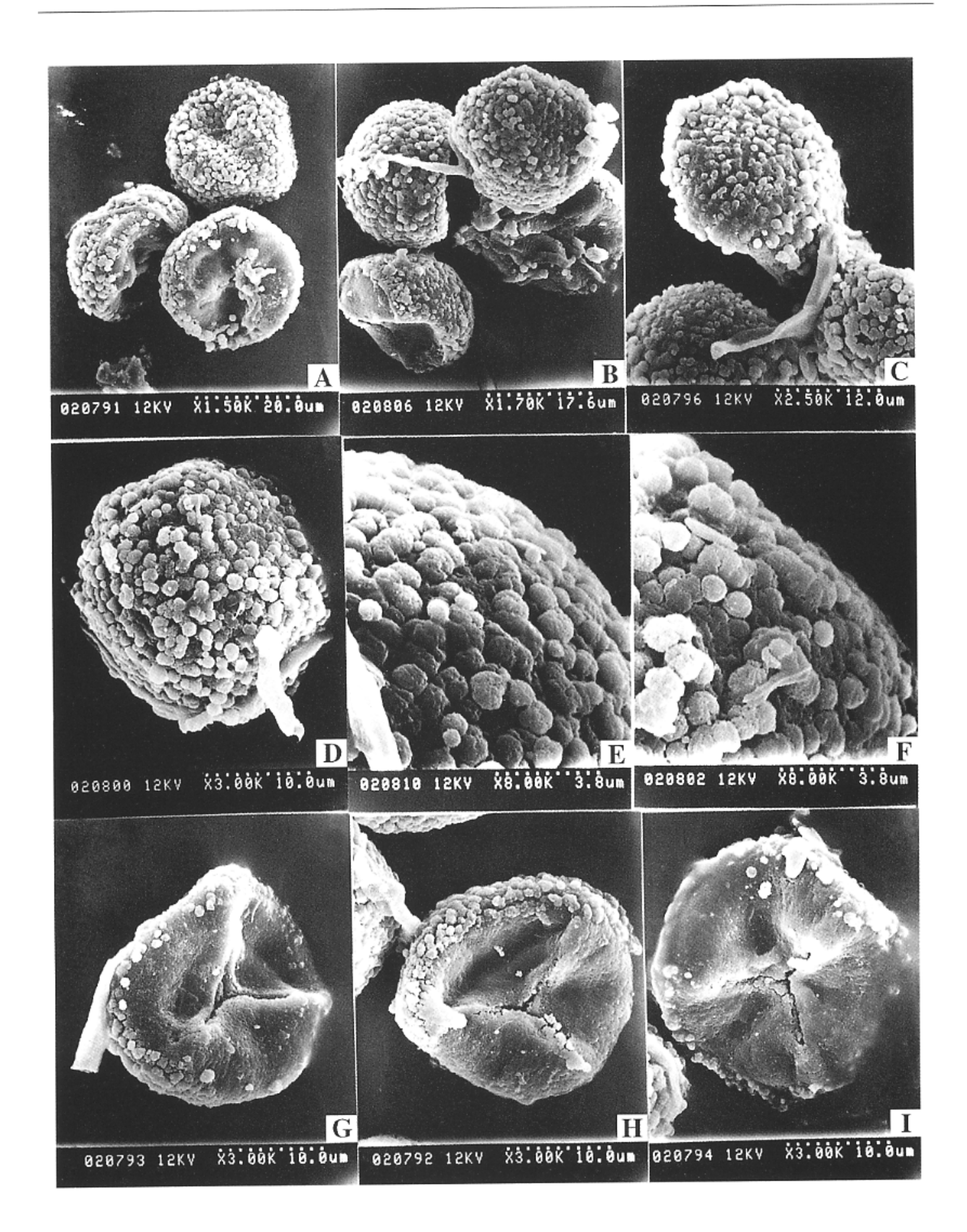


图 2 藻苔 *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle 的孢子 **A–C.** 孢子。**D.** 孢子远极面。**E, F.** 孢子纹饰。**G–I.** 孢子近极面。

Fig. 2. Spores of *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle. **A–C**, spores. **D**, distal surface. **E, F**, exine ornamentation of spore. **G–I**, proximal surface.

A, ×810; B, ×918; C, ×1350; D, ×1620; E, F, ×4320; G–I, ×1620.

1.3 与其他类群的关系

藻苔属植物配子体与苔类裸蒴苔属和睫毛苔属 *Blepharostoma*（Dum.）Dum.植物在外部形态方面十分相似，而且茎和地下茎的生长形式与美苔目一致，均无假根。同时，叶的生长形式类似睫毛苔属和指叶苔科的细指苔属 *Kurzia* Mart.，但叶裂瓣呈圆柱形。总的来说，藻苔属植物配子体的外部特征接近于苔类，与美苔目关系尤为密切。

然而，藻苔属的颈卵器壁由6列细胞组成，而美苔目仅4列，叶苔目为5列。其颈卵器较苔类更接近于真藓亚纲和黑藓目。类似于其他的藓类、角苔类和某些苔类植物，藻苔颈卵器各细胞的形态是一致的(Brown & Lemmon, 1993)。

Schuster (1966)和 Mizutani (1967)对于藻苔属是苔类还是藓类看法不一，也均未找到足够的依据。因此人们希望能找到成熟的孢子体进一步确立藻苔属的系统位置。20世纪90年代初，Smith 终于在阿留申群岛采得角叶藻苔的孢子体。1994年，Higuchi 和 Zhang 在中国的梅里雪山也采集到角叶藻苔的孢子体。这些野外工作的成果为探讨该属植物的系统位置提供了有利的证据。角叶藻苔的孢蒴外壁结构与黑藓目的黑真藓属相似，仅后者的孢蒴外壁细胞呈规则的纵横排列不同。但黑真藓属植物在孢蒴成熟时与黑藓属 *Andereaea* Hedw.均具4条上下不完整的裂缝，在藻苔属植物孢蒴成熟时却是扭曲开裂，与藓类植物孢蒴的开裂方式形成鲜明的对比(Renzaglia et al., 1997)。在苔类中，带叶苔科 Pallaviciniaceae 的 *Symphyogyna* Nees & Mont.和 *Podomitrium* Mitten 等属中的孢子体也有沿一侧产生裂缝或呈两条裂缝开裂。而且，一个明显的事实是这些属的孢子体是从侧面而不是从顶部开裂，此特征类似于藻苔属。尽管有学者(Smith & Davison, 1993; Higuchi & Zhang, 1998)认为藻苔属与黑藓属和黑真藓属关系密切，并将其划分到同一亚纲中，但是，我们认为藻苔属与这两属植物仍然存在较大的区别(表1)。另外，螺旋状的裂缝线在苔

表1 藻苔属、黑藓属、黑真藓属之间形态特征的比较
Table 1 Morphological comparison among *Takakia*, *Andreaea* and *Andreaeobryum*

藻苔属 *Takakia*	黑藓属 *Andreaea*	黑真藓属 *Andreaeobryum*
叶螺旋状排列，呈多瓣深裂 Leaves spirally arranged, deeply (3 -)4 (- 5)-lobed	-	-
-	具雌雄苞叶等保护性结构 Perichaetial and perigonial protective structures present	具雌雄苞叶等保护性结构 Perichaetial and perigonial protective structures present
具分叉的枝条 Terminal branches furcated	不规则的分叉或不分枝 Branches irregularly furcated or absent	不分枝 Branches absent
具根状茎 Rhizoma present	-	-
具棒状粘液毛 Clavate mucilage papillae present	-	-
-	具假根 Rhizoids present	具假根 Rhizoids present
-	性器官存在隔丝 Paraphysis present	性器官存在隔丝 Paraphysis present
孢子体斜向开裂 Sporangium obliquely dehiscent	孢子体纵向开裂 Sporangium longitudinally dehiscent	孢子体纵向开裂 Sporangium longitudinally dehiscent
蒴轴不存留 Columella evanescent	蒴轴存留 Columella persistent	蒴轴存留 Columella persistent
叶细胞具油体 Oil-bodies present	-	-

类植物中也时有出现(如 Balantiopsidineae 中)(Schuster, 1984)。单片苔属 *Monoclea* Hook. 也有从孢蒴中部开裂的单缝线,类似于藻苔属。此外,苔类植物孢蒴中多数具有弹丝,藓类植物则无弹丝而具蒴齿,藻苔属植物的孢蒴仅有孢子而无弹丝。此特征似乎与藓类植物更为接近。

尽管藻苔属孢子体的发育式样与其他藓类植物一致,藻苔属孢蒴的结构却是独一无二的,即孢蒴单一,直立,沿着螺旋状的垂直面不完全开裂,而又无开裂的缝线细胞(suture cell)(Renzaglia et al., 1997)。这些特征均仅出现于藓类植物黑真藓属中,但后者的开裂却包含了多条垂直的裂缝。

2 论证藻苔属系统位置的依据

由于藻苔属植物的独特性,在最近40年间有大量关于这一类群的报道。我们认为目前各学科的研究已提供了藻苔属植物系统位置的证据。

2.1 细胞学研究

经多年研究,目前藻苔属2个种的细胞染色体结构已十分清楚。Inoue(1973)通过对藻苔属植物染色体的观察发现,角叶藻苔的核型为 K(n) = 5 = V(H) + J + V + V + J(h);藻苔的核型为:K(n) = 4 = V(H) + J + V + J(h),结果显示这两种之间的亲缘关系并不密切。藻苔属植物具有苔藓植物中最少的染色体数目 n = 4 和 n = 5。Inoue 认为,苔类原始染色体组分相似于 n = 4 和 n = 5 的藻苔属的2个种的染色体组分,即藻苔属植物是一种残遗的原始苔类。Inoue 还认为在苔类植物中大多数种类的染色体是该类群的多倍体。藻苔植物低的染色体数目(n = 4, n = 5)在藓类植物中也有报道。例如,Ramsay (1983, 1987)记载树灰藓属 *Hypnodendron* (C. Mueller) Lindberg ex Mitten 的染色体数目是 n = 4 和 n = 5,但是,Smith (1978a)认为藻苔属植物的染色体组分并非是代表最原始苔类植物的染色体。

2.2 植物化学研究

1979年,Markham 和 Porter 第一次研究出藻苔植物内含的化学物质为类黄酮。通过分析,认为从该物质可认定藻苔应该是从现代苔藓植物祖先中分化出的独立的一支。藻苔的分析样品一个采自日本,另一个来自加拿大的不列颠哥伦比亚地区。通过 2D-PC 的方法判断:它们都含有同样的类黄酮成分。尽管角叶藻苔仅拥有少数几个高度间断的居群,但它仍然是一个可识别的种。在这个种发现丰富的类黄酮含量和不同的类黄酮类型是未估计到的。相比较而言,那些形态上“简单”的苔类,如纽苔属 *Riella* Mont. 和囊果苔属 *Sphaerocarpus* Micheli 以及钱苔属 *Riccia* L. 的某些种类却缺乏这样丰富的类黄酮物质。尽管类黄酮中的“原始类型”(例如:C-糖基化和黄酮醇)在藻苔中产生,但是其中“进化类型”的三-氧化作用和 O-糖基化作用也同样出现在这个种中。

然而该属的另一个种角叶藻苔的类黄酮含量低,但该属的2个种却共有4种类型的类黄酮。像藻苔属这样一个形态和化学成分上保守的属具有如此丰富的类黄酮类型,也许可说明该属与其他分类群的差距要远远大于其种间的差异。

藻苔与裸蒴苔的类黄酮比较结果并不支持它们之间关系密切的结论(Markham & Porter, 1979)。但是藻苔属的类黄酮物质是其他苔类植物的重要特征。从化学成分上看,藻苔可能是苔类中的地钱类、叉苔类和羽苔类之间的纽带。Asakawa 等(1979)研究了藻苔

属植物的类萜后，也认为它拥有苔类植物的化学特征。

2.3　分子系统学研究

目前，用分子系统学的手段对藻苔属植物已进行过一些研究。Beckert 等（2001）利用 *nad*2 作为标记位点来探讨藓类植物的系统关系，其所得结果显示藻苔属与泥炭藓属 *Sphangum* L.有着最密切的关系。Newton 等(2000) 使用 4 个核 DNA 的片段(*rbc*L、*trn*L-F、*rps*4 和 18S)以及形态特征对藓类植物的演化关系进行了分析比较，结果表明泥炭藓属、藻苔属、黑藓属和黑真藓属为一单系群。但是该研究的缺陷在于它并未将苔类植物作为研究对象。Hedderson 等(1996) 通过 18S RNA 的基因片段探讨角苔、苔类、藓类以及与其他绿色植物的系统关系，结果表明角苔类是最基本的类群，藓类和苔类是姊妹群，其中藻苔属与黑藓属亲缘关系最近。最近，通过对 3 个线粒体内含子的研究，认为苔类植物是最早的陆地植物(Qiu et al., 1998)。Nickrent 等(2000)利用叶绿体 rbcL 和 rDNA 的小亚基等多基因片段来探讨早期陆地植物的起源，结果显示苔类、角苔类和藓类来自一个共同祖先，且苔类最早分化出来，其中藻苔属与泥炭藓属关系最为密切。总之，目前的分子系统学研究的成果显示藻苔属更接近于藓类植物。

2.4　化石研究

苔藓植物的化石资料相对较少。藻苔属植物目前尚无确切的化石材料。然而，Kenrick和 Crane (1997)介绍了目前世界上早期陆地植物的起源与演化，从他们引用的早期陆地植物化石植物 *Tortilicaulis offaeus* Edwards, Fanning & Richardson 孢子体形态来看是相似于藻苔属植物的孢子体，尤其是孢子体的开裂形式(图 3)。这是一个发现于早泥盆纪煤层中的化石新植物(Edwards & Fanning, 1994)，根据推测，*Tortilicaulis* Edwards 孢子体的开裂方式可能是两裂而与藻苔属有所不同(Edwards, 1996)。虽然我们还不能断定它们是属于同一类植物，但可以肯定藻苔属植物具有类似早期陆地植物的原始特征。

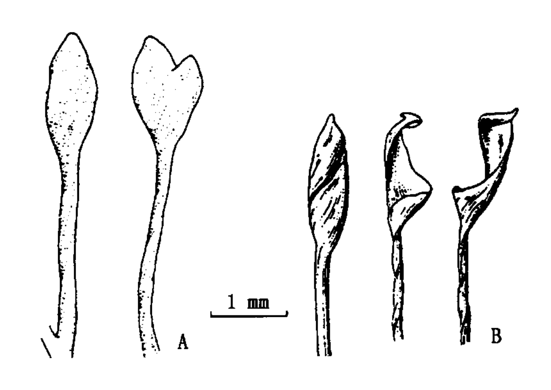


图 3　*Tortilicaulis offaeus* (A)和角叶藻苔 *Takakia ceratophylla* (B)的孢子体形态　A，引自 Kenrick & Crane, 1997；B，引自 Higuchi & Zhang, 1998

Fig. 3.　Morphological characters of sporophytes of *Tortilicaulis offaeus* (A) and *Takakia ceratophylla* (B).　A, from Kenrick & Crane, 1997; B, from Higuchi & Zhang, 1998.

3　藻苔属的地理分布

藻苔属植物分布于中国 (吴鹏程等，1983；汪楣芝，1993；Higuchi & Zhang, 1998)、日本(Hattori & Inoue, 1958; Schofield, 1972)、印度尼西亚的加里曼丹 (Hattori, 1963)、锡金 (Grolle, 1963)、尼泊尔 (Hattori et al., 1973)、美国阿拉斯加的阿留申群岛和加拿大西部海岛 (Persson, 1958; Sharp & Hattori, 1967; Smith, 1978b)。从纬度上看，它的分布可以从赤道附近达北纬 45°以北的地区，而且明显地呈现间断性分布(图 4)。按该属的地理分布分析，它实际上是北温带分布的种类。过去，我们一直未发现该种植物的孢子体，并且认为该种植物是由于雌雄异株的原因而不能产生孢子体，从而导致它们分布的间断性。

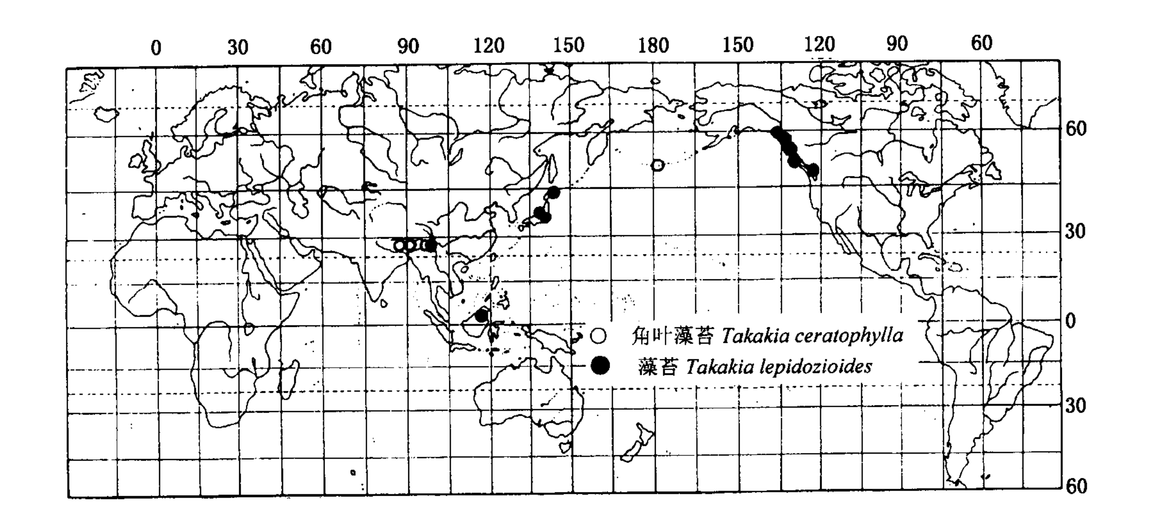


图4 藻苔属角叶藻苔和藻苔的分布
Fig. 4. Distribution of *Takakia lepidozioides* and *T. ceratophylla*.

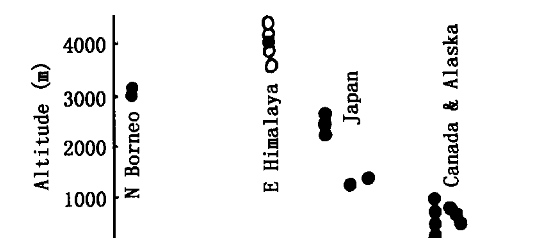


图5 藻苔属角叶藻苔和藻苔分布的海拔高度
Fig. 5. Vertical distribution of *Takakia lepidozioides* (●) and *T. ceratophylla* (○).

然而随该属植物的孢子体陆续在阿留申群岛和中国发现,这种解释似乎难以成立。就目前的地理分布状况看来,包括中国青藏高原东南部地区在内的喜马拉雅东部地区可能是该属的现代分布中心(Hattori et al., 1974);就该属植物的垂直分布而言,从不到海拔100 m直至4000 m均有记录(图5)。例如:藻苔的分布在印度尼西亚的婆罗洲和日本一般见于3000 - 4000 m,在婆罗洲的分布地点超过3000 m,而日本南部为2000 m左右,日本北部则在海拔1000 m;在北纬45°以北沿海地区则在海拔100 m以下,如角叶藻苔在阿留申群岛的分布海拔仅为50 m。据目前的资料,该属植物在北美西北部拥有最多的居群数量。

在中国范围内,藻苔属植物明显局限分布于青藏高原地区,即西藏境内的米林县、波密县和察隅县(Wu et al.,1983; Wang, 1993),以及云南境内的德钦县(Higuchi & Zhang, 1998),该属的2个种在中国均有分布。由于青藏高原是属于古地中海边缘地带,该类群在这一地区出现应该是随着青藏高原隆起而分布至该区域的高海拔地区。

目前,该属植物主要分布于海洋中的岛屿或濒临海洋,尽管现有分布区中也有些地点并不如此(如中国、尼泊尔等)。但是,如果考虑到长远的地质变迁,这些地区在某个地质时期都有可能是濒临海洋,甚至是海洋中的岛屿。这可能显示这类原始孑遗植物的祖先是由水生向陆生过渡的"先驱者"。

4 系统位置及可能的演化关系

在藻苔植物发现之初，由于未找到它的孢子体，学者们几乎一致认为它属于苔纲，而且认为它是一类最原始的苔类植物(Hattori & Inoue, 1958)。Crandall-Stotler (1986)详细研究了藻苔属植物的配子体之后，提出一种新的观点：它的系统位置比以前推测的更为孤立。因为它不仅具有苔类、角苔类和藓类植物的一些特征，甚至有些特征类似于蕨类植物的卷柏属 *Selaginella* Beauv.和水韭属 *Isoëtes* L.（例如：在有丝分裂中质体数量的减少）。另外，它横茎的"H"型分枝式样类似于化石植物中的工蕨类（zosterophylls）。因此，Crandall-Stotler(1986) 将藻苔属植物作为一个独立的门——藻苔门 Takakiophyta。但随着孢子体的发现，无疑可以肯定藻苔属是苔藓植物。现在世界上多数学者根据其孢子体的形态将其归于藓类，因为角叶藻苔的精子器以及叶尖顶端细胞四分裂，这些特性无疑证明它是一种藓类。Smith 和 Davison 在 1993 年认为应该把这类植物建立藻苔亚纲排列于黑藓亚纲之后，因它的孢子体发育的式样与其他藓类植物较一致。1998 年，Higuchi 和 Zhang 认为藻苔应该成立藻苔亚纲，隶属于藓纲并置于黑藓亚纲之前。但是，Schuster (1997)却认为藻苔应该是苔类和藓类间的一个纽带，将其作为一个独立的纲。

藻苔类植物究竟应该归为苔类或隶属藓类迄今尚未定论，主要是过去的一系列争论常倾向于配子体或强调孢子体方面的特征。凡强调藻苔的配子体特征时多将藻苔归入苔类，而重视藻苔孢子体性状时往往认为它与藓类中的黑藓属和黑真藓属相一致。因此，可以认为藻苔属植物是苔藓植物中的一个特殊类群，虽然它的孢子体外形及生长形式与藓类相似，但是，其孢蒴的开裂形式与其他藓类植物有一定的差距，而类似于苔类的单裂。除此之外其配子体的外形与苔类亦非常相似。它有藓类植物不具备的深的 2-4 裂的叶片，叶的裂瓣呈指状；根状茎与裸蒴苔的生长形式也相似，是其他藓类植物不具备的特征。Murray (1988)认为，现存的藻苔属和黑真藓属的祖先类似于苔类植物的祖先，也同样缺乏叶和假根。总之，与藻苔属植物类似的苔藓植物包括裸蒴苔属、黑藓属和黑真藓属等有一个共同的特点，它们都是苔藓植物中系统位置相对孤立而且为寡种属的类型，同时它们的分布区呈残遗状。除了黑真藓属以外，都能分泌大量的粘液物质。这些属可能代表最早苔藓植物的残遗类型，它们曾与真菌类共生以利于向陆地过渡。Schuster(1979)认为苔藓植物可能的祖先其孢子体和配子体是对称的，配子体缺乏叶片，植物体直立生长，发育是通过一个四面分裂的顶端细胞。因此，藻苔属的出现及人们对它的逐渐认识，显示苔藓植物可能是由藻类植物进化而来，而且苔类与藓类可能是由藻苔属植物的祖先分别进化的两条分支。藻苔属是苔藓植物进化中的关键类群，它的发现使人们对于苔藓植物的进化有了新的认识。

事实上藻苔属植物具有现存苔类和藓类植物两方面的典型性状，是否可以设想在相当长的地质历史时期之前，藻苔属植物的祖先已经具备这些性状。现存的藻苔属植物则可能是古老的孑遗植物。我们认为：藻苔属植物在其发展与演化的历史上可能远不止现存的 2 种，而是代表一类原始而独特的苔藓植物。对现有 2 种的分析表明：它们之间的亲缘关系并不密切。我们认为仅根据孢子体来判断藻苔的系统位置是片面的，特别是在探讨生物的起源与演化方面。上述的形态、细胞学、植物化学及分子系统学证据表明藻苔属

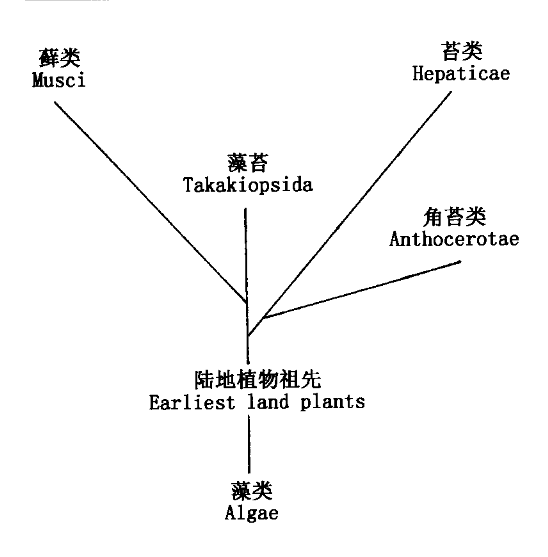


图6 藻苔纲植物的系统位置模拟图

Fig. 6. The possible systematic position of Takakiopsida.

植物是介于苔类和藓类之间，而且又与苔类和藓类均有较大的差异。分子系统学的研究成果(Qiu et al., 1998)显示苔类、角苔类及藓类来自一个共同的祖先，而苔类植物应该是最早分化出来的一支，其次是角苔类植物，藓类植物与藻苔属植物则可能是最晚出现。在这最晚分化出来的一支中，无疑藻苔属植物是原始的，因此，形态特征上仍然具有苔类植物的诸多性状特征。

藻苔类植物是苔藓中惟一具有苔类和藓类两方面特征的类群，有些特征是高度多样性的，部分地出现于黑藓属、黑真藓属、单片苔属和裸蒴苔属，由此清楚地表明将藻苔置于黑藓纲和苔纲都是难以成立的。全面认识藻苔，必须认识它的孤立性和同时具有苔类和藓类两方面特点的特性，为此我们认为它在现存苔藓植物中的系统位置应相当孤立，将其成立一个独立的纲——藻苔纲 Takakiopsida Schuster 似乎更合理。从系统位置而言，它更接近于藓类植物。藻苔类植物与苔藓植物中其他大类可能的关系见图6。

参 考 文 献

Asakawa Y, Hattori Y S, Mizutani M, Takunaga N, Takemoto T. 1979. Chemosystematics of bryophytes III. Terpenoids of the primitive Hepaticae, *Takakia* and *Haplomitrium*. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 46: 77 - 90.

Beckert S, Muhle H, Pruchner D, Knoop V. 2000. The mitochondrial *nad*2 gene as a novel marker locus for phylogenetic analysis of early land plants: A comparative analysis in mosses. Molecular Phylogenetics and Evolution 18: 117 - 126.

Brown R C, Lemmon B E. 1993. Diversity of cell division in simple land plants holds clues to evolution of the mitotic and cytokinetic apparatus in higher plants. Memoirs of the Torrey Botanical Club 25: 45 - 62.

Crandall-Stotler B. 1986. Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindications of monophyly. Journal of Bryology 14: 1 - 23.

Edwards D, Fanning U. 1994. Lower Devonian coalified sporangia from Shropshire: *Salopella* Edwards & Richardson and *Torticaulis* Edwards. Botanical Journal of the Linnean Society 116: 89 - 110.

Edwards D. 1996. New insights into early land ecosystems: a glimpse of a Lilliputian world. Review of Paleobotany and Palynology 90: 159 - 174.

Frahm J P. 1994. The taxonomic relevance of oil drops in the laminal cells of Dicranaceae. Hikobia 11: 535 - 538.

Grolle R. 1963. *Takakia* im Himalaya. Österreichischen Botanischen Zeitschrift 110: 444 - 447.

Hattori S. 1963. *Takakia* of North Borneo (1). The Journal of Japanese Botany 38: 215 - 217.

Hattori S, Inoue H. 1958. Preliminary report on *Takakia lepidozioides* Hatt. et Inoue. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 18: 133 - 138.

Hattori S, Mizutani M. 1958. What is *Takakia lepidozioides*? The Journal of Hattori Botanical Laboratory 20: 295 - 303.

Hattori S, Iwatsuki Z, Mizutani M, Yamada K. 1973. The genus *Takakia* in East Nepal. The Journal of Japanese Botany 48: 1 - 9.

Hattori S, Iwatsuki Z, Mizutani M, Inoue S. 1974. Speciation of *Takakia*. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 38: 115 - 121.

Hedderson T A, Chapman R L, Rootes W L. 1996. Phylogenetic relationships of bryophytes inferred from nuclear-

encoded rRNA gene sequences. Plant Systematics and Evolution 200: 213 – 224.
Higuchi M, Zhang D-C. 1998. Sporophytes of *Takakia ceratophylla* found in China. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 37: 275 – 286.
Inoue S. 1973. Karyological studies on *Takakia ceratophylla* and *T. lepidozioides*. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 37: 275 – 286.
Jia Y (贾渝), Wu P-C (吴鹏程), Wang M-Z (汪楣芝). 2001. Systematic position on *Takakia*. Guizhou Science (贵州科学) 19 (4): 10 – 12.
Kenrick P, Crane P R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. Nature 389: 33 – 39.
Markham K R, Porter L J. 1979. Flavonoids of the primitive liverwort *Takakia* and their taxonomic and phylogenetic significance. Phytochemistry 18: 611 – 615.
Mizutani M. 1967. A new knowledge of archegonia of *Takakia lepidozioides*. The Journal of Japanese Botany 42: 379 – 381.
Murray B M. 1988. Systematics of the Andreaeopsida (Bryophyta): Two orders with links to *Takakia*. Beiheft zur Nova Hedwigia 90: 289 – 336.
Newton A E, Cox C J, Duckett J G, Wheeler J A, Goffinet B, Hedderson T A J, Mishler B D. 2000. Evolution of the major moss lineages: phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology. The Bryologist 103: 187 – 211.
Nickrent D L, Parkinson C L, Palmer J D, Duff R J. 2000. Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. Molecular Biology and Evolution 17: 1885 – 1895.
Persson H. 1958. The genus *Takakia* found in North America. The Bryologist 61: 359 – 361.
Proskauer J. 1962. On *Takakia*, especially its mucilage hairs. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 25: 217 – 223.
Qiu Y-L, Yangrae C, Cox J C, Palmer J D. 1998. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants. Nature 394: 671 – 674.
Ramsay H P. 1983. A moss with four chromosomes. Lindbergia 9: 89 – 92.
Ramsay H P. 1987. Cytological and other studies of the Hypnodendraceae. Memoirs of the New York Botanical Garden 45: 135 – 153.
Renzaglia K S, Mcfarland K D, Smith D K. 1997. Anatomy and ultrastructure of the sporophyte of *Takakia ceratophylla* (Bryophyta). American Journal of Botany 84: 1337 – 1350.
Sharp A J, Hattori S. 1967. *Takakia ceratophylla* found in the Aleutians. Miscellanea Bryologica et Lichenologica 4 (7): 120.
Schofield W B. 1972. *Takakia lepidozioides* in Hokkaido, Japan. Miscellanea Bryologica et Lichenologica 6 (2): 17 – 18.
Schuster R M. 1966. The Hepaticae and Anthocerotae of North America. New York: Columbia University Press. 1: 1 – 812.
Schuster R M. 1971. Two new antipodal species of *Haplomitrium* (Calobryales). The Bryologist 24: 131 – 143.
Schuster R M. 1979. The phylogeny of the Hepaticae. In: Clarke G C, Duckett J G eds. Bryophyte Systematics. London & New York: Academic Press. 41 – 82.
Schuster R M. 1984. Comparative anatomy and morphology of the Hepaticae. In: Schuster R M ed. New Manual of Bryology. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory. 760 – 891.
Schuster R M. 1997. On *Takakia* and the phylogenetic relationships of the Takakiales. Nova Hedwigia 64: 281 – 310.
Smith A J E. 1978a. Cytogenetics, biosystematics and evolution in the Bryophyta. Advance in Botanical Research 6: 195 – 276.
Smith D K. 1978b. *Takakia ceratophylla* from Adak Island, Aleutians. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 44: 17 – 23.
Smith D K, Davison P G. 1993. Antheridia and sporophytes in *Takakia ceratophylla*. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 73: 263 – 271.
Tatuno S. 1958. Chromosomen bei *Takakia lepidozioides* Hatt. et Inoue. The Journal of the Hattori Botanical Laboratory 20: 119 – 123.
Wang M-Z (汪楣芝). 1993. New records of Hepaticae from Hengduan Mountains, Southwest China. Chenia 1: 75 – 81.
Wu P-C (吴鹏程), Lou J-S (罗健馨), Wang M-Z (汪楣芝). 1983. The primitive liverwort Takakiales is discovered in Xizang (Tibet). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 21: 105 – 107.